Aus dem Zool. Institut der Universität Berlin

Die Erregbarkeit und ihre Beziehung zur Struktur der Muskelzellen bei verschiedenen Varietäten von Hirudo medicinalis L.

Mit 15 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der Philosophischen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Hansjochem Autrum
aus Berlin

Tag der Promotion: 7. Dezember 1931
Tag der mündlichen Prüfung: 23. Juli 1931

1932

124

Referenten: Prof. Dr. R. Hesse.

Prof. Dr. C. Zimmer.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 50. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. 1932.
Begründet von J. W. Spengel.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem und R. Hesse in Berlin.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Bei elektrophysiologischen Untersuchungen an der Muskulatur von *Hirudo medicinalis* L. fielen mir einige Präparate, die ich von der Rückenmuskulatur herstellte, durch ihre von der Norm abweichende, außerordentlich niedrige Empfindlichkeit auf. Die erste Vermutung, daß ein Fehler der verwendeten Apparatur die Ursache sei, erwies sich bei genauer Untersuchung und nach Ausschaltung aller Fehlermöglichkeiten als unbegründet. Es lag in der Tat bei einigen Tieren ein reizphysiologisches Verhalten vor, das sie deutlich von anderen der gleichen Art trennte. Nach der Reizschwelle ließen sich innerhalb der Art *Hirudo medicinalis* L. zwei Gruppen unterscheiden, die eine mit einer Reizschwelle in der Nähe von 0,5 mA, die andere mit einer Schwelle in der Größenordnung von 10 mA.

Bei den Wirbeltieren ist es bereits gelungen, ähnliche Unterschiede in der Empfindlichkeit verschiedener Muskeln eines Tieres zur Struktur in Beziehung zu setzen.

Bei quergestreiften Muskeln unterscheidet man seit langer Zeit zwischen roter und blasser Muskulatur. (Lorenzini soll 1678

zuerst darauf hingewiesen haben; die Tatsache scheint aber unbekannt geblieben zu sein, bis Krause sie 1868 wiederentdeckte.) Man brachte auch bald die Struktur der Muskelfasern mit ihren physiologischen Eigenschaften in Zusammenhang. Seit Ranvier (1873), Knoll (1891), Paukul (1904), Knoblauch (1908) unterscheidet man zwischen sarkoplasmaarmen Muskelfasern, die blasser sind und sich auf einen Reiz hin schnell zusammenziehen, und sarkoplasmareichen, d. h. für die Wirbeltiere roten, langsam zuckenden Fasern.

Die Erregbarkeit dieser beiden Arten von quergestreifter Muskulatur wurde durch Rösner (1900) untersucht. Er stellte fest, daß die plasmareichen Muskeln im allgemeinen eine höhere Reizschwelle als plasmaarme zeigen. Das gilt in gleicher Weise für chemische, mechanische und elektrische Reize. Ein plasmaarmer, blasser Muskel bedarf einer geringeren Intensität, um erregt zu werden.

Für die glatten Muskeln liegen ähnliche Untersuchungen nicht vor. Zwar kennt man auch hier die Unterschiede plasmaarm — plasmareich: die älteren Untersuchungen (an Mollusken) von R. Lancester (1871) und Schwalbe (1869) stellten zunächst nur eine Beziehung zwischen der Farbe und der Funktion fest, wobei sie die Funktion aus der anatomischen Lage der Muskeln erschlossen. Demgegenüber wies Knoll (1891) entschieden auf die bestehenden Ausnahmen hin und bezog die Art der Funktion auf den Plasma- bzw. Fibrillenreichtum der Muskelelemente. Bei ihm und den späteren Untersuchern (Wackwitz, 1892; Marceau, 1906) sind vor allem die Mollusken Gegenstand der Forschung. Die Hirudineen erwähnt Knoll nur in einem halben Satz.

Versuche mit dem Ziel, die Unterschiede in der Erregbarkeit und im physiologischen Verhalten beider Arten von glatten Muskelzellen unmittelbar festzustellen, sind nicht gemacht worden. Es findet sich nur eine beiläufige Notiz von Bozler (1927), in der er feststellt, daß verschiedene *Beroe*-Arten verschiedene Reizempfindlichkeit aufweisen. Das ist aber an sich zu erwarten. Leider liegt gerade hier keine vergleichende cytologische Untersuchung vor.

Die Feststellung verschiedener Reizschwellen bei meinen Präparaten legte den Gedanken einer cytologischen Untersuchung nahe. Die Aufgabe besteht also darin, erstens die Reizschwelle möglichst genau zu bestimmen, zweitens die cytologische Struktur der verschieden empfindlichen Muskelzellen untereinander zu vergleichen.

Die genaue Bestimmung der Reizschwelle unter Ausschluß aller Fehlermöglichkeiten hat für glatte Muskeln eine Reihe von Schwierigkeiten. Der glatte Muskel eines Blutegels spricht in der Regel auf einen Einzelschlag eines Funkeninduktoriums nicht an. Es verbietet sich aber, die Spannung des Primärkreises so hoch zu wählen, daß trotz der kurzen Dauer des Reizes eine Zuckung auftritt. Zumal bei den Egeln der unempfindlichen Sorte ist es völlig ausgeschlossen, durch einen Einzelschlag des Induktoriums einen Reizerfolg ohne Schädigung des Präparates zu erzielen.

Die Gründe liegen in folgendem: Der Reizerfolg des glatten Muskels ist abhängig von der Elektrizitätsmenge, die ihm bei der Reizung zugeführt wird (Fick, Biedermann, Grützner; zit. nach Grützner, 1904). Die Elektrizitätsmenge (q) ist gegeben durch das Produkt: Stromstärke (i) mal Zeit (t). Dieses Produkt $q = it$ muß also bei Schwellenreizen für dasselbe Präparat immer gleich groß sein (das gilt natürlich nur innerhalb gewisser Grenzen). Ist t sehr kurz, wie beim Funkeninduktorium, so muß i sehr groß gewählt werden. Nun ist aber die Energie (E), die mit dem Reiz dem Muskel zugeführt wird, gegeben durch den Ausdruck: $E = i^2wt$, in dem $w = const.$ den Widerstand des Reizkreises und Präparates bezeichnet. Mit steigender Stromstärke steigt also die zugeführte Energie, d. h. aber auch die Schädigung des Präparates im Quadrat der Stromstärke! Die Richtigkeit dieser Überlegungen erwies auch das Experiment: die Muskeln der unempfindlichen Egel zeigten schon nach 4 oder 5 Einzelschlägen eine Abnahme der Empfindlichkeit, wenn die Primärspannung so hoch gewählt wurde, daß überhaupt ein Reizerfolg erzielt wurde (10 Volt).

Es ist daher zweckmäßiger, statt der Stromstärke die Zeitdauer des verwendeten Reizes zu vergrößern.

Dabei ergaben sich vor allem drei Schwierigkeiten: 1. die Innehaltung einer bestimmten Reizstromstärke i, die vom Widerstand w abhängig ist. Da sich w mit jedem Präparat ändert, so würde auch i jedesmal anders ausfallen; 2. die Innehaltung einer bestimmten Reizzeit; 3. die Unterdrückung einer möglicherweise auftretenden Polarisation des Präparates.

Um diese Schwierigkeiten zu überwinden, konstruierte ich die nachstehend beschriebene Apparatur (Fig. 1), die sich im Laufe dieser und einer Reihe anderer Untersuchungen sehr gut bewährt hat[1]).

1) Bei dem Entwurf und der Durchführung der Konstruktion war mir mein Bruder, cand. ing. Siegfried Autrum, behilflich. Ich möchte ihm dafür auch an dieser Stelle meinen Dank aussprechen.

Die Apparatur besteht aus zwei Stromkreisen: 1. einer Elektronenröhre (Telefunken RE 074), die in Verbindung mit einer Anodenbatterie den Reizstrom liefert[1]; 2. aus einem Relaiskreis; die Relais dienen zum automatischen Schließen und Öffnen des Reizstromes. Der Relaiskreis wird aus dem Starkstromnetz gespeist.

Die Emissionsstromstärke der Elektronenröhre ist aufs feinste durch den Widerstand W_1 (Änderung der Heizung der Kathode)

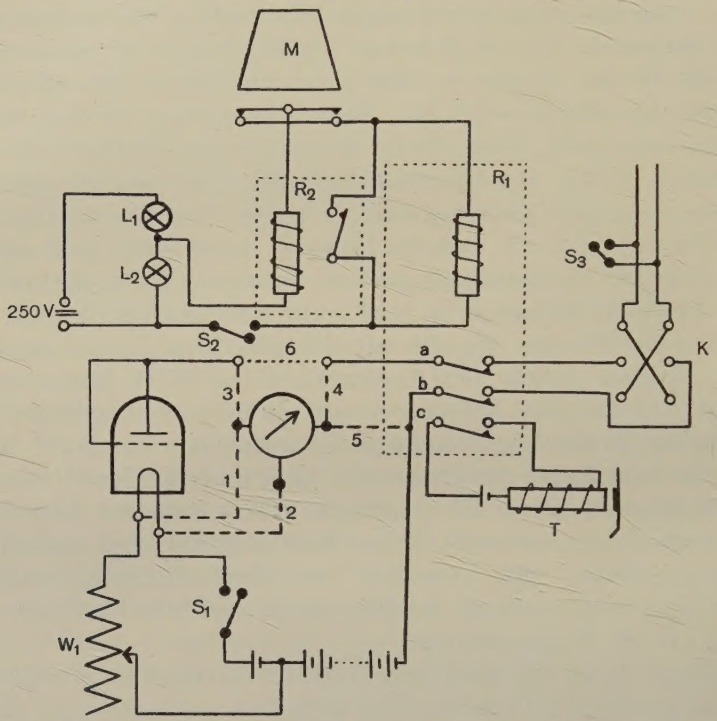

Fig. 1. Schaltungsschema der verwendeten Reizapparatur. Erklärung der Buchstaben s. im Text.

regulierbar. Gitter und Anode werden miteinander verbunden. Der Anodenstrom geht von der Anode über die Strecke 6 zur Feder *a* des Relais R_1 (punktiert umrandet), dann über den Kommutator *K* zu den Elektroden und dem Muskel. Die Feder *b* von R_1 leitet den Strom zur Anodenbatterie zurück. In der Ruhelage sind die Kontakte *a* und *b* geöffnet.

1) Über die Theorie der Elektronenröhren: H. BARKHAUSEN, Elektronenröhren, Vol. 1, 3. Aufl., Leipzig 1926. Über die praktische Anwendung und die bis jetzt in der Biologie verwendeten Schaltungen: E. BENEDETTI, 1929.

Die Auslösung des Reizes geschieht vom Relaiskreis aus durch Betätigen des Schalters S_2: dadurch wird bewirkt, daß das Relais seine drei Kontakte *a*, *b* und *c* schließt. Dabei dient die Kontaktfeder *c* zur Auslösung des Signals *T*, dessen Bewegung auf die Trommel des Kymographions übertragen wird.

Eine konstante Reizzeit kann man durch den Schalter S_2 allein nicht erreichen. Auch bei Verwendung des Metronoms *M* (bei Reizsummierung) erwies sich die Dauer des Stromschlusses durch die Metronomkontakte als keineswegs konstant.

Ich wandte daher folgenden Kunstgriff an: In denselben Stromkreis mit dem Relais R_1 wird ein zweites Relais R_2 mit nur einem Arbeitskontakt geschaltet. Durch geeignete Einstellung des Relaisankers von R_1 und R_2 kann man erreichen, daß R_2 um die Zeitspanne (hier $^1/_{10}$ sec) später seinen Kontakt schließt, die als Reizzeit gewünscht wird [1]). Wie aus Fig. 1 hervorgeht, wird der Arbeitskontakt von R_2 benutzt, um das Relais R_1 kurzzuschließen. Die Arbeitsweise des Relaiskreises ist also kurz folgende: Sobald man (bei ausgeschaltetem und kurzgeschlossenem Metronom) den Stromkreis durch den Schalter S_2 schließt, zieht das Relais R_1 an, ruft den Reizstrom über *a* und *b* hervor, $^1/_{10}$ sec später zieht auch R_2 an, schließt R_1 kurz und löst dadurch die Kontakte *a* und *b*: der Reizstrom ist wieder unterbrochen.

Zum Betrieb des Relaiskreises wurde eine Spannung von 50 Volt aus dem Gleichstromnetz entnommen; zwei Lampen L_1 und L_2 dienten als Potentiometer.

Zur Eichung der Apparatur benutzte ich das Mavometer von Gossen (1 Teilstrich der Skala gleich 0,04 mA). Die in der Figur gestrichelt gezeichneten Verbindungen 1—6 dienen den nötigen Messungen, nämlich: 1 und 2 nach Unterbrechung von 3, 4, 5 für die Heizspannung; 3 und 5 nach Unterbrechung von 1, 2, 4, 6 für den Emissionsstrom; 2 und 5 zur Messung der Anodenspannung; 3 und 4 nach Unterbrechung von 1, 2, 5, 6 wird zur Überprüfung der Relaiskontakte *a* und *b* benutzt und gibt zugleich eine Schätzung der Reizzeit, indem man das sehr empfindliche Mavometer nach Art eines Galvanometers benutzt. Genaue Bestimmungen der Reizzeit wurden durch Ausmessen des Signales auf der schnellaufenden Trommel des Kymographions durchgeführt. Um eine Reizung des

1) Bei langen Reizzeiten muß man u. U. ein Verzögerungsrelais von geeigneter Dimension an die Stelle von R_2 setzen.

Präparates durch die Messungen zu vermeiden, wurden durch den Schalter S_3 die Elektroden kurzgeschlossen.

Als Elektroden wurden unpolarisierbare Pinselelektroden benutzt, an denen die Präparate durch Glashäkchen befestigt wurden.

Die Vorteile dieser Apparatur gegenüber einem Funkeninduktorium sind diese:

1. die geringe Schädigung der Präparate. Wie schon oben dargelegt, ist die Energie, die ein geringerer Strom von langer Dauer einem Präparat zuführt, kleiner als die Energie eines starken Stromes von kurzer Dauer, vorausgesetzt, daß die Elektrizitätsmengen in beiden Fällen gleich groß sind. Die zugeführte Energie bedingt aber die Schädigungen des Präparates (durch Wärmebildung, Ionentransport usw.).

2. die Konstanz des Reizstromes. Denn innerhalb weiter Grenzen ist der Emissionsstrom einer Elektronenröhre von dem Widerstand des Anodenstromkreises, d. h. des Präparates, unabhängig.

3. bei einem Funkeninduktorium ändert sich mit der Belastung des Sekundärkreises (also z. B. den elektrischen Eigenschaften des Präparates) der Verlauf des induzierten Sekundärstromes. Von dem mehr oder minder steilen Anstieg oder Abfall des Reizstromes hängt aber sehr wesentlich der Reizerfolg ab. Die Stromstöße der angegebenen Apparatur sind aber nahezu rechtwinklig, d. h. der Strom steigt momentan senkrecht bis zu voller Intensität an, verharrt konstant auf der erreichten Höhe und sinkt wieder senkrecht ab.

4. die Sättigungsspannung der gewählten Röhre beträgt 120 Volt. Wählt man die Spannung der Anodenbatterie zu 180 Volt, so bringt eine auftretende Polarisationsgegenspannung des Präparates keinen Abfall des Emissionsstromes hervor, es sei denn, daß diese Gegenspannung 60 Volt erreicht, was praktisch nicht eintritt.

Zu den Versuchen wurde im allgemeinen aus der Rückenmuskulatur das Stück herausgeschnitten, das zwischen der rechten und linken inneren Längsbinde liegt und durch 10 Ringel vom Vorderrand des hinteren Saugnapfes getrennt ist. Als Länge wurden 10—15 Ringel gewählt. Präpariert wurde unter RINGER-Lösung (0,72 % NaCl, 0,01 % $NaHCO_3$, 0,02 % $CaCl_2$, 0,0075 % KCl). Reste der Darmwand wurden sorgfältig entfernt und der Grad dieser Säuberung nach der Reizung gelegentlich der histologischen Untersuchung geprüft.

Die Reizung wurde durch einen isotonischen Hebel mit 10fachem Übersetzungsverhältnis registriert. Die Belastung betrug 5 g und war so gewählt, daß sich die Präparate nach einer Anfangsdehnung, die höchstens Bruchteile einer Sekunde währte, während der Versuche nicht weiter streckten.

Zwischen Präparation und Untersuchung lagen stets 30 Minuten; durch eine Tropfvorrichtung wurde für dauernde Befeuchtung mit Ringer-Lösung gesorgt.

Zuweilen wurde beobachtet, daß die Reizbarkeit im Laufe der Untersuchung sehr schnell abnahm und dann ganz erlosch. Solche Präparate waren geschädigt und wurden ausgeschaltet. Da manche glatten Muskeln je nach ihrem Dehnungszustand eine andere Reizschwelle zeigen sollen (Jordan und van der Feen, 1929, p. 322), wurde auf gleichbleibende Länge während der Versuche geachtet. Erreicht wurde sie gegebenenfalls durch mechanische Reizung; da die Muskeln dagegen sehr empfindlich sind, konnten sie um geringe Beträge durch Stoß gegen das Stativ, an dem sie befestigt waren, verkürzt werden. Verlängerung erreichte ich durch vorsichtige langsame Dehnung. Kontrollversuche mit verschieden stark gedehnten Muskeln zeigten überdies, daß bei *Hirudo* die Reizschwelle nicht wesentlich vom Kontraktionszustand abhängig ist.

Einige Bemerkungen noch zu spontanen Kontraktionen: Bei den Präparaten, die von allen nicht zum Hautmuskelschlauch gehörenden Geweben befreit worden waren, ließen sich keine spontanen Bewegungen beobachten. Waren aber noch Reste von Ganglienzellen des zentralen Nervensystems vorhanden, so registrierte ich bis zum Tode anhaltende spontane Kontraktionen. Es wurde z. B. ein Stück der ventralen Muskulatur einschließlich der Bauchganglienkette, das typische Kontraktionen ausführte, von allen Bauchmarkresten befreit: unmittelbar danach erloschen die Kontraktionen, und der Muskel schrieb eine genau wagerechte Kurve.

Es scheint mir daraus zu folgen, daß in diesem Falle das zentrale Nervensystem die spontanen Kontraktionen hervorruft. Eine allgemeine Beantwortung der Frage, ob die spontanen Bewegungen ihren Ursprung in der Muskelzelle oder im Nervensystem haben, halte ich für unmöglich und zudem für müßig. Denn die Muskelzelle ist sowohl direkt als auch vom Nerven her reizbar. Präparation und Einspannen in die Apparatur stellen aber immer Reize dar, die zweifellos an beiden Teilen angreifen können; es kann also sowohl die Muskelzelle selbst als auch der motorische Nerv hierbei

gereizt werden. In beiden Fällen treten spontane Kontraktionen auf, einmal sind sie myogenen, das andere Mal neurogenen Ursprungs. Eine allgemeine Entscheidung läßt sich nicht fällen. Die in der Literatur immer wieder auftauchenden Behauptungen in der einen oder anderen Richtung stellen also unzulässige Verallgemeinerungen dar.

Besondere Aufmerksamkeit beansprucht die Erregbarkeitssteigerung der Muskeln. Eine Zunahme der Reizbarkeit findet in ausgesprochenem Maße nur bei schwachen Reizen statt, also gerade in dem für diese Untersuchungen wichtigen Bereich. Vor allem wirken unterschwellige Reize empfindlichkeitssteigernd, so daß z. B. der dritte von drei im Abstand von je einer Sekunde angebrachten unterschwelligen Reizen eine Kontraktion hervorrufen kann (Summation). Es zeigte sich, daß ein Abstand von 3 Minuten zwischen den Einzelreizen hinreichend war, um eine Beeinflussung durch vorangegangene Reize zu vermeiden.

Das Hauptergebnis der Reizschwellenbestimmung war, daß sich unter den einwandfrei als *Hirudo medicinalis* L. bestimmten Egeln einerseits Tiere mit einer relativ niedrigen Reizschwelle befanden und andererseits Tiere, deren Reizschwelle einen mehr als 20mal größeren Wert hatte. Überraschend war, daß sich aus der Färbung des Tieres jeweils voraussagen ließ, zu welcher Gruppe es physiologisch gehört: die empfindlicheren Formen waren, mit den anderen verglichen, stärker grünlich gefärbt, die weniger empfindlichen zeigten eine deutlich ins Bräunliche spielende Tönung. Ich komme darauf noch weiter unten zurück.

Im einzelnen ergab die Reizschwellenbestimmung folgendes: Ich bestimmte zunächst die Genauigkeit, mit welcher sich die Reizschwelle festlegen läßt, indem ich bei jedem Präparat, abwechselnd mit unter- und überschwelligen Strömen reizend, schrittweise die Schwelle selbst durch Einengen gewann. Die folgende Tabelle zeigt das Ergebnis eines solchen Versuches; zwischen je zwei Reizen liegen 4 Minuten Pause.

Reizstärke in mA	Erfolg	Reizstärke in mA	Erfolg
0	—	0,06	+
0	—	0,06	+
0,04	—	0,05	—
0,04	—	0,05	—
0,08	+	0,04	—
0,08	+	0,06	+
0,04	—	0,05	—
0	—		

Die Tabelle beweist zugleich, daß in der Tat durch die vorangegangenen Reize keine Beeinflussung stattfindet. Die Reizschwelle der empfindlichen Form unterliegt weitgehenden Schwankungen von Tier zu Tier. Sie ist aber innerhalb desselben Tieres konstant, wie folgender Versuch zeigt: ein Egel wurde in 6 Stücke zerlegt, die der Reihe nach die Reizschwellen 0,16; 0,16; 0,17; 0,16, 0,18; 0,16 mA aufwiesen. Für verschiedene Tiere der empfindlichen Form lagen die Reizschwellen bei den Werten 0,06—0,24 mA. Die Temperaturen schwankten zwischen 18,6° und 20,2° C. Jedoch läßt sich die Verschiedenheit in der Empfindlichkeit nicht auf die angegebenen Temperaturschwankungen zurückführen. Der Wert 0,06 wurde ebenso wie der Wert 0,24 nur einmal beobachtet. Die weitaus häufigsten Werte sind 0,08 und 0,10 mA (etwa 20 Fälle). Bei einem Tier wurde die Reizschwelle 2,3 mA gefunden; dieses Tier machte aber von vornherein einen krankhaften Eindruck. In den anderen Fällen kann ich eine Erklärung für die Verschiedenheiten nicht angeben. Die individuellen Eigenschaften der Tiere sind nicht zum geringsten Teil von ihrem Vorleben abhängig, das sich der Kenntnis und Kontrolle des Untersuchers entzieht.

Festzuhalten ist für die empfindliche Sorte die Größenordnung der Reizschwelle unterhalb 0,3 mA.

In auffallendem Gegensatz dazu erwiesen sich die Tiere der unempfindlichen Form als kaum reizbar. Es kamen 10 Blutegel dieser Art zur Untersuchung. Bei zwei Tieren lagen die Reizschwellen bei 10,3 bzw. 11,0 mA, jenseits von 11 mA bei den restlichen 8. Die Temperatur wurde zwischen 18,4° und 19,6° C gehalten. Eine genauere Bestimmung der Reizschwelle war hier meist nicht mehr möglich. Denn in der Nähe von 11 mA, jedenfalls aber nach dem Überschreiten dieser Reizintensität, zeigte sich eine stetige Zunahme in der Zuckungshöhe, die mit ganz minimalen Werten beginnend allmählich größer wurde. Dadurch wurde es unmöglich, zu entscheiden, wo ein Reizerfolg zum ersten Mal eingetreten war. Die erhaltenen Zahlen genügen aber völlig, um den Unterschied deutlich zu machen: ein Reizerfolg ist erst bei der über 30fachen Intensität bemerkbar.

Daß diese Präparate nicht geschädigt waren, zeigte sich in der Konstanz des Reizschwellenwertes: das Präparat war noch nach mehreren Stunden mit demselben Schwellenwert reizbar. Es kam zwar zuweilen vor, daß ich bei Präparaten eine Reizschwelle von etwa 10 mA beobachtete, die ihrer Färbung nach eine niedrige

hätten erwarten lassen. Dann waren aber die Muskeln schon im Absterben, denn die Reizschwelle stieg ununterbrochen an, und spätestens eine halbe Stunde nach Beginn der Untersuchung war das Präparat völlig unempfindlich.

Die Tiere, die ich untersuchen konnte, stammten aus drei Fundstellen, in denen sich beide Sorten nebeneinander fanden. Die Tiere waren also zur gleichen Zeit gefangen und etwa zur gleichen Zeit verarbeitet worden. Es war demnach anzunehmen, daß sie aus einigermaßen gleichen physiologischen Bedingungen herkamen.

Ich ergänzte jedoch vorsichtshalber diese Untersuchungen durch Hunger- und durch Wintertiere. Die im Freien überwinterten Tiere, von denen ich einige Exemplare der grünen Sorte im März erhielt, verhielten sich genau so wie die im Sommer und Herbst gefangenen Tiere. Die Reizschwelle lag bei 0,08 mA.

Von den im Sommer gefangenen Tieren hielt ich drei Exemplare den Winter über im geheizten Zimmer. Zwei von ihnen hungerten zwischen Fang und Untersuchung 181 Tage, ein drittes Tier 240 Tage. Da sie aber zur Zeit des Fanges kein Blut im Darm hatten, so kann man zu dieser Zeit noch mindestens 3 Monate hinzuzählen (Pütter, 1908, gibt an, daß ein Blutegel etwa $^1/_2$ Jahr zur Verdauung des mit einem Male aufgenommenen Blutes gebraucht). Zu berücksichtigen ist ferner, daß die Temperatur des Wassers, in dem die Egel lebten, nahe bei der Zimmertemperatur (ca. 19°) lag (van 't Hoff'sche Regel!). Das Gewicht nahm bei dem dritten Tier im Laufe der 240 Hungertage von 2,3 auf 0,9 g ab. Die Reizschwellen lagen jedoch auch bei diesen Tieren im normalen Bereich; nur ein Präparat machte eine Ausnahme: es war fast unempfindlich. Die histologische Untersuchung ergab, daß bei der Präparation fast die ganze Längsmuskelschicht mit entfernt worden war.

Der Einfluß des zentralen Nervensystems auf die Reizschwelle zeigte eine Reihe von Sondererscheinungen, auf die ich hier nicht eingehe. Sie bringen zum Thema nichts Wesentliches bei. Diese Fragen werden Gegenstand einer besonderen Untersuchung sein.

Für die histologische Untersuchung der Muskelzellen wurden die Tiere in 10 % Alkohol betäubt ($^1/_2$ Std.) und dann in geeigneten Stücken mit Igelstacheln auf Klemmleber gespannt. Zur Fixierung erwies sich das von Heidenhain angegebene Fixationsgemisch Susa als besonders gut (2 Std.). Einbettung über Methylbenzoat in

Paraffin. Schnittdicke 5 μ. Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Benda. Die auf ihre physiologischen Eigenschaften hin lebend untersuchten Muskelstücke wurden regelmäßig eingebettet und geschnitten.

Die ersten Erkenntnisse über den cytologischen Bau der Muskelzelle der Hirudineen verdanken wir den Untersuchungen von J. v. Holst (1846) und Leydig (1849). Sie beschreiben die Zellen als spindelförmige Gebilde und bemerken an ihrem Querschnitt eine helle stark lichtbrechende Rindensubstanz und „eine innere Höhle, welche letztere von feiner Punktmasse mehr oder weniger angefüllt ist“ (Leydig, 1849). v. Holst entdeckt zugleich, daß die helle Rindensubstanz ex filamentis bestehe, sich aus Fibrillen zusammensetze. Eine richtige Vorstellung von der Anordnung dieser Fibrillen haben aber weder Leydig und v. Holst noch Weismann (1862). Erst G. R. Wagner (1863) stellt fest, daß sie radiär stehen, etwa wie die Teilstriche auf dem Zifferblatt einer Uhr. Wagner vermutet bereits, daß sich diese bandförmigen Fibrillen aus noch feineren zusammensetzen, die runden Querschnitt und fadenförmige Gestalt haben. Trotz gelegentlicher Einsprüche gegen diese Auffassung (z. B. Schwalbe, 1869) hat sich diese Ansicht bestätigt und ist seit den Arbeiten von Rhode (1885) und vor allem Apáthy (1890 und 1893) allgemein anerkannt worden.

Die kontraktile Rinde wird sowohl gegen das Sarkoplasma als auch gegen die Zellmembran durch je ein äußerst feines strukturloses Häutchen abgetrennt, das von der eigentlichen Zellmembran zu unterscheiden ist (Apáthy, 1889—1890). Allerdings ist der Nachweis dieser beiden Häutchen außerordentlich schwierig, da sie in der Regel in den Präparaten nicht zu erkennen sind. In meinen Zeichnungen sind sie stets weggelassen worden.

Über das relative Verhältnis von Fibrillenrand zu zentralem Sarkoplasma, auf das ich bei meinen Untersuchungen aufmerksam wurde, finden sich in der Literatur nur einige belanglose Bemerkungen.

Daß dieses Verhältnis bei verschiedenen Egelarten verschieden ist, kann man der Arbeit von Apáthy (1889—1890) entnehmen: „die glatten Muskelfasern sind, . . . was . . . die relative Menge ihrer Bestandteile betrifft, sehr variabele Gebilde“ (p. 529). „Was nun die relative Menge des protoplasmatischen und kontraktilen Teiles betrifft, so kann bald ersterer, bald letzterer überwiegen“ (p. 534). Etwas eingehender und vor allem vom funktionellen Gesichtspunkt

aus bemerkt LEUCKART (1901), daß Verschiedenheiten in der relativen Menge der kontraktilen Substanz existieren und gewiß auch für die Leistungsfähigkeit der Egel von Bedeutung sind. Er hebt hervor, daß sich bei Landblutegeln auffallend enge Sarkoplasmaröhren vorfinden (p. 569). Das ist aber auch alles, was sich in der Literatur über diesen Gegenstand findet.

Die histologischen Untersuchungen zeigten nun, daß eine Beziehung zwischen Reizschwelle und Sarkoplasmareichtum der Muskelzellen besteht.

Zunächst noch eine Bemerkung technischer Art: Bei der großen Länge der Muskelzellen war darauf zu achten, daß die zu vergleichenden Querschnitte nicht etwa das eine Mal mehr vom Ende,

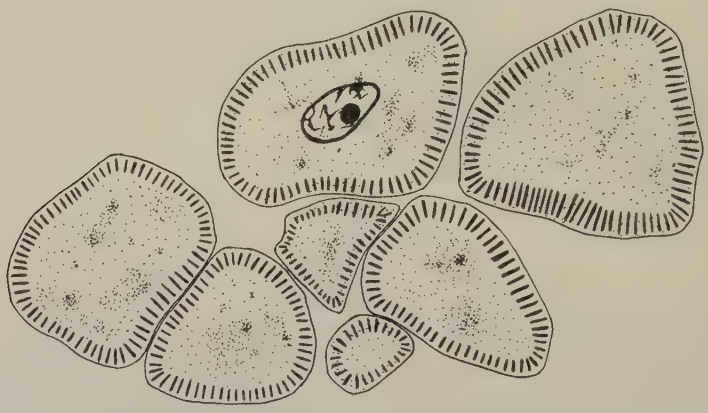

Fig. 2. Schnitt durch die Längsmuskelzellen der plasmaarmen Form. 2710 : 1.

das andere Mal mehr aus der Mitte der Zelle genommen wurden. Da in der spindelförmigen Zelle von *Hirudo* der Kern in der Mitte liegt, so wurden nur die Querschnitte zu Vergleichen benutzt, die den Kern enthielten.

Vergleicht man nun solche Querschnitte durch Zellen der Längsmuskulatur der beiden verschieden empfindlichen Formen von *Hirudo medicinalis* untereinander, so fällt folgendes auf: die kontraktile Rinde der hochempfindlichen grünen Egel ist breiter als die der unempfindlichen braunen Form (Fig. 2 u. 3). Absolut gemessen ist die Rindensubstanz bei der empfindlichen Form 9—11 μ breit, bei der unempfindlichen 5—6 μ.

Aber nicht nur die absolute Breite, sondern auch die relative Menge der kontraktilen Elementarleisten ist bei beiden

Sorten völlig verschieden. Die Muskelzellen der empfindlichen Art sind nämlich relativ plasmaarm, die anderen relativ plasmareich. Die Begriffe plasmaarm und plasmareich lassen sich in diesem Fall genau zahlenmäßig festlegen, so daß über ihre Berechtigung kein Zweifel mehr sein kann. Die kontraktile Substanz ist ja nicht über die ganze Zelle zerstreut, wie z. B. in der quergestreiften Muskelfaser, sondern in einer mantelförmigen Zone um den Achsenteil der Zelle, das Sarkoplasma, konzentriert. Man kann also die Flächen von Sarkoplasma und Rinde bestimmen, die sie im Querschnitt einnehmen, und das Verhältnis beider zueinander berechnen.

Zu diesem Zweck habe ich mit Hilfe eines Abbe'schen Zeichenapparates, der auf die Größe seiner Verzerrung geprüft worden war, genaue Umrisse der Zellquerschnitte und der Rinde auf Millimeterpapier entworfen (Obj. 1,8 Fl. und Kompensationsokular 6 von Winkel-Zeiss). Die Flächen des Sarkoplasmas und der Rinde wurden durch Auszählen der überdeckten Quadrate gefunden. Diese Methode ist zwar sehr mühsam und zeitraubend, dafür aber recht genau.

Fig. 3. Schnitt durch die Längsmuskelzellen der plasmareichen Form. 2710 : 1.

Das Verhältnis $\frac{\text{Sarkoplasmafläche}}{\text{Rindenfläche}}$ schwankte zwischen folgenden Grenzwerten:

plasmareiche, unempfindliche Zellen: 3,4—4,0;
plasmaarme, empfindliche Zellen: 1,2—2,3.

Die gleichen Unterschiede ergaben sich, wenn man den Anteil der Rinde am Gesamtquerschnitt der Zelle berechnete. Bei den plasmareichen Formen nimmt die Rinde 20—23 %, bei den plasmaarmen dagegen 34—44 % vom Querschnitt ein. Einige genauere Meßergebnisse sind in der beigefügten Tabelle 1 zusammengestellt.

Im histologischen Bild der Zellen fällt noch ein weiterer Unterschied ins Auge: die plasmareichen Zellen (der unempfindlichen Form) sind kleiner als die plasmaarmen der empfindlichen Art. Dabei ist vorausgesetzt, daß die Tiere etwa in gleichem Kontraktionszustand fixiert wurden. Die wirkliche Größe der Zellquerschnitte läßt sich leicht aus den mit dem Zeichenapparat auf Millimeterpapier entworfenen Umrissen berechnen, indem man durch das Quadrat der linearen Vergrößerung dividiert. Die Tabelle 1 gibt in der dritten Spalte die absoluten Werte für die Zellquerschnitte in der Höhe des Kernes.

Tabelle 1.

Tier	Querschnitt durch			Quotient	
	Plasma μ^2	Rinde μ^2	Zelle μ^2	$\frac{\text{Plasma}}{\text{Rinde}}$	$\frac{\text{Rinde}}{\text{Zelle}} \cdot 100$ %
1. plasmareich	30,6	7,7	38,3	4,0	20,1
	20,7	5,4	26,1	3,9	20,7
	39,4	10,6	50,0	3,6	21,2
	40,7	11,3	52,0	3,6	21,7
	30,0	8,9	38,9	3,4	22,6
2. plasmaarm	72,1	31,3	103,4	2,3	30,3
	75,3	32,8	108,1	2,3	31,0
	33,0	15,0	48,0	2,2	31,2
	38,7	18,2	56,9	2,1	31,9
	55,5	35,6	91,1	1,6	39,0
3. Wintertier	74,9	43,4	118,3	1,7	36,7
	191,9	115,8	307,7	1,7	37,6
	157,6	96,5	254,1	1,6	38,0
	215,4	134,2	349,6	1,6	38,4
	92,4	74,4	166,8	1,2	44,5
4. Hungertier	28,1	14,6	42,7	1,9	34,2
	32,4	21,7	54,1	1,5	39,3
	39,3	28,9	68,2	1,4	42,3
	34,2	25,9	60,1	1,3	43,1
	30,6	26,7	57,3	1,2	46,6
5. gestreckt	47,2	24,4	71,6	1,9	34,1
	55,2	32,3	87,5	1,7	36,9
	40,4	23,7	64,1	1,7	36,9
	47,5	36,9	84,4	1,3	43,7
	40,8	32,5	73,3	1,3	44,3
6. kontrahiert	91,5	47,6	139,1	1,9	34,2
	89,9	50,3	140,2	1,8	35,9
	90,6	62,9	153,5	1,4	41,0
	127,1	89,2	216,3	1,4	41,2
	90,2	77,3	167,5	1,2	46,1

Die Tabelle 1 gibt ferner einen Überblick über eine Reihe von Untersuchungen, die ich zunächst zur Kontrolle anstellte, die aber darüber hinaus an sich von Interesse sind. Bei Durchsicht der Tabelle fallen sofort die außerordentlich weit voneinander abweichenden Werte für die Zellquerschnitte der plasmaarmen Formen auf [1]). Dabei ist zu bemerken, daß die Werte verschiedener Zeilen der Tabelle zumeist auch verschiedenen Tieren entstammen.

Daß aber diese Unterschiede nicht individuelle Schwankungen sein müssen — sie können es sein —, zeigen die Zahlen der Versuche unter 5 und 6. Ich bestimmte nämlich das Verhalten des Quotienten Plasma zu Rinde in Abhängigkeit von dem Kontraktionszustand des Tieres.

Um hier ganz sicher zu gehen, ist es nötig, Stücke von demselben Tier einmal kontrahiert, das andere Mal gedehnt zu fixieren. Die gestreckt zu fixierenden Stücke wurden erst in Alkohol betäubt (mehrere Stunden) und dann stark gedehnt auf Klemmleber festgesteckt; die im Kontraktionszustand zu fixierenden Tiere wurden durch Kneifen gereizt und lebend und ohne Betäubung fixiert. Da innerhalb des Tieres die Querschnitte von der gleichen Größenordnung sind [2]), so bestanden keine Bedenken, hintereinanderliegende Stücke zu vergleichen. Die Werte der Tabelle stammen sogar von der rechten bzw. linken Hälfte der gleichen Segmente: die eine Halbseite wurde auf die doppelte Länge gegenüber der anderen gedehnt.

Eine einfache Überlegung zeigt, daß der Querschnitt eines Zylinders sich verdoppelt, wenn man seine Höhe bei gleichbleibendem Volumen auf die Hälfte verkürzt. In der Tat sind die Querschnitte des gedehnten Teiles etwa halb so groß wie die des kontrahierten, wie es die dritte Spalte unter 5 und 6 zeigt. Wenn also die Unterschiede in der absoluten Größe des Zellquerschnittes durch verschiedenen Kontraktionszustand des Tieres bedingt sein können: eine Verschiebung im Verhältnis von Rinde zu Sarkoplasma ist mit der Kontraktion nicht verbunden. Der Durchschnittswert des Quotienten liegt für die gestreckten Formen bei 1,6, für die kontra-

1) Daß ich die folgenden Untersuchungen nur an der grünen Sorte ausführte, hat seinen Grund in der Knappheit des Materials der braunen Egel. Für das Ziel der Untersuchungen ist es völlig ausreichend, sich auf die grünen Egel zu beschränken.

2) Diese Behauptung wurde geprüft, indem ein Egel in 25 Stücke zerlegt wurde und aus jedem Stück einige Querschnitte auf die Beschaffenheit der Muskelzellen geprüft wurden.

hierten bei 1,5. Der prozentuale Anteil der Rinde schwankt in beiden Fällen zwischen 34 und 45 %.

Daß der Kontraktionszustand keinen Einfluß auf das Verhältnis Plasma zu Rinde habe, ist schon die Vermutung von H. MARCUS (1913). Jedoch beweist er diese Annahme nicht. Den Angaben von MARCUS über den Einfluß der Kontraktion auf die Fibrillen kann ich beistimmen. Es hat den Anschein, als ob die Elementarleisten bei der Kontraktion eine Volumverminderung erleiden. Dagegen nimmt die Menge des interfibrillären Plasmas der Rinde zu: der Abstand zwischen den Elementarleisten wird größer, als man bei einer Längenänderung mit konstantem Volumen erwarten sollte. Diese Änderung spielt sich also gänzlich innerhalb der Rinde ab und beeinflußt das Verhältnis des zentralen Sarkoplasmas zur Rinde nicht. Die figg. 7 und 8 von MARCUS sind mir allerdings kein Beweis für die Behauptung, daß das Volumen der Elementarleisten bei der Kontraktion abnehme. Man kann — glaube ich — diese beiden Bilder gar nicht in der von MARCUS angegebenen Weise interpretieren; denn auf der einen Seite ist der Fibrillensaum in der Zelle 4mal so hoch wie auf der gegenüberliegenden. Das würde bedeuten, daß die eine Seite sich bis auf $^1/_{16}$ ihrer ursprünglichen Länge kontrahiert hat, während die gegenüberliegende Seite derselben Zelle ihre Ausgangslänge beibehalten hat! Das ist ganz unmöglich, da die Zelle dann spiralig zusammengerollt sein müßte. Wahrscheinlich lassen sich die Bilder von MARCUS so erklären: Die Muskelzelle macht an der Schnittstelle eine knieförmige Biegung, und der Schnitt geht in der Weise schief hindurch, daß die Zelle auf ihrer einen Seite oberhalb der Biegung, auf der anderen gerade an der Knickstelle getroffen wurde. Die beigefügte Skizze erläutert eher als viele Worte, was gemeint ist (Fig. 4).

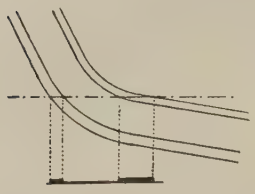

Fig. 4.
Erklärung s. im Text.

Weiterhin wurden Hungertiere und Wintertiere histologisch untersucht. Die Tabelle 1 zeigt, daß die Wintertiere auch in cytologischer Hinsicht dem Ergebnis der reizphysiologischen Untersuchung entsprechen. Daß gerade bei den Präparaten, die ich von den Hungertieren anfertigte, regelmäßig die Muskelzellen im Querschnitt etwa von der Größenordnung der plasmareichen Formen sind, ist nach dem Vorangehenden ohne wesentliche Bedeutung. Wichtig

ist, daß entsprechend den Ergebnissen der reizphysiologischen Untersuchung die Rinde im erwarteten Verhältnis zum Plasma stand. Das heißt, die histologischen Bilder der unempfindlichen Form sind nicht durch Hungerzustände erklärbar. Die genauen Werte zeigt wiederum die Tabelle.

Da sich also das Verhältnis, in dem die Rinde zum Plasma steht, beim Hungern zunächst nicht ändert, so folgt daraus, daß sowohl Teile der kontraktilen Rinde als auch Teile des Plasmas zugleich verbraucht und nicht mehr ersetzt werden. Nach den Erfahrungen an Wirbeltieren wäre es im übrigen von vornherein un-

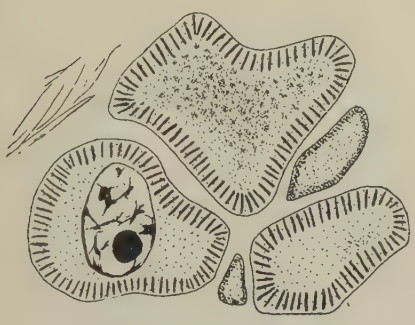

Fig. 5. Schnitt durch die Längsmuskelzellen eines Hungertieres. 2710 : 1.

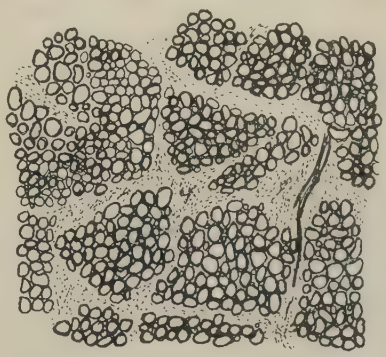

Fig. 6. Verteilung von Muskelzellen und Bindegewebe in der Längsmuskulatur der grünen Form. 120 : 1.

wahrscheinlich, daß die kontraktile Substanz in höherem Grade angegriffen werden sollte als das Plasma (Kremer, 1930).

Recht interessant ist eine Beobachtung, die sich auf das Verhalten des Kernes beim Hungern bezieht. Während er nämlich bei allen anderen beobachteten Formen, bei plasmaarmen und -reichen, bei gestreckten und kontrahierten, immer durch eine weite Zone von Protoplasma von der Rinde getrennt ist, liegt er bei den verhungerten Tieren der kontraktilen Substanz unmittelbar an oder ist nur durch eine schmale Plasmazone von ihr geschieden (Fig. 5). Dieses Verhalten zeigt erstens wiederum, daß die plasmareichen Formen nicht als Hungerformen zu betrachten sind; zweitens folgt daraus, daß der Kern eine gewisse Größe beibehält, wenn die Substanz der Zelle eingeschmolzen und angegriffen wird. Allerdings könnte man einwenden, es sei die Folge einer starken Dehnung, daß der Kern der Rinde unmittelbar anliege. Das ist mir unwahr-

scheinlich, weil ich mir nicht bewußt bin, gerade diese Präparate sämtlich besonders stark gedehnt zu haben.

Es gibt noch eine weitere Tatsache, die mich zu der Annahme berechtigt, daß die relative Fibrillenarmut der braunen Egel nicht als Folge des Hungerns aufzufassen sei. Das ist die Verteilung und der Anteil des Bindegewebes am Querschnitt. An Stelle vieler Worte zeigen die Figuren 6, 7 u. 8 am besten, daß zumal innerhalb der Längsmuskelschichten bei den Hungertieren das Bindegewebe gegenüber den Muskelelementen überwiegt. Bei den normalen, sowohl den braunen als auch den grünen Blutegeln tritt

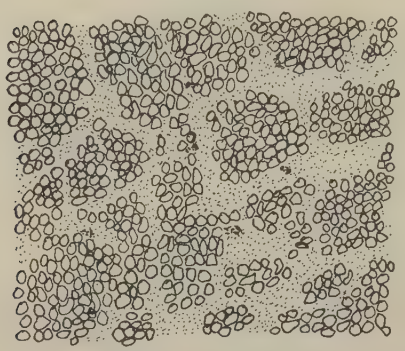

Fig. 7. Verteilung von Muskelzellen und Bindegewebe in der Längsmuskulatur der braunen Form. 120 : 1.

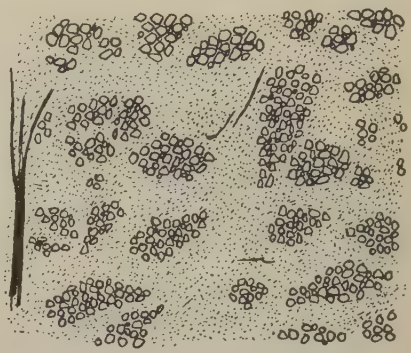

Fig. 8. Verteilung von Muskelzellen und Bindegewebe in der Längsmuskulatur der Hungertiere. 120 : 1.

das Bindegewebe dagegen sehr zurück und fällt im Querschnitt bei geringer Vergrößerung nicht auf. Diese Tatsache entkräftet zugleich den Einwand, daß vielleicht bei noch längerem Hungern, als es bei meinen Tieren der Fall gewesen ist, eine Abnahme der kontraktilen Substanz eingetreten wäre. Denn dann müßte die relative Menge des Bindegewebes bei den braunen Egeln mindestens ebenso groß, wahrscheinlich jedoch größer sein als bei den Hungertieren. Das Gegenteil ist der Fall.

Die bisher behandelten cytologischen Unterschiede zwischen plasmaarmen und plasmareichen Muskeln wurden an verschiedenen Tieren beobachtet. Bei Tieren der einen Sorte (Gruppe B) hatten sämtliche Längsmuskelzellen einen geringen Anteil kontraktiler Substanz, bei Tieren der anderen Sorte (Gruppe A) war dieser Anteil relativ größer.

Daß eine gewisse Variabilität im Fibrillenreichtum auch innerhalb eines Tieres vorkommen kann, zeigte die Tabelle 1. Das waren regellose Schwankungen, und es konnte ihnen daher keine besondere Bedeutung beigelegt werden.

Es lassen sich aber auch innerhalb desselben Tieres Unterschiede im Plasmagehalt der Muskelzellen feststellen, die weit über jene regellose Variabilität der Längsmuskelzellen hinausgehen. Das sind die Zellen der Diagonalmuskelschicht, die eine wohldefinierte Muskellage bilden und sämtlich einen hohen Fibrillen- und geringen Plasmagehalt aufweisen.

Diese an guten Eisenhämatoxylinpräparaten sofort auffallende Tatsache ist bisher unbekannt geblieben. Ich entdeckte selbst erst nachträglich und nach langem Suchen die — glaube ich — einzige Stelle, an der das Vorkommen plasmaarmer neben plasmareichen Muskelzellen innerhalb desselben Tieres erwähnt ist. Knoll (1891) sagt: „Indem ich im übrigen auf tab. 3, fig. 35—38 verweise, welche die Erscheinung bei den Hirudineen, sowie das Vorkommen protoplasmaarmer Fasern neben jenem gewissermaßen klassischen Typus von protoplasmareichen nach Schnittpräparaten von *Hirudo medicinalis* in wohl ausgeprägter Weise wiedergeben, verweise. . . ." Ein halber Satz! Diese in der Literatur versteckte Bemerkung scheint aber unbekannt geblieben zu sein. K. C. Schneider bildet zwar die Verhältnisse in seinem Lehrbuch der Histologie (1902) p. 426, fig. 393 richtig ab, soweit bei der geringen Vergrößerung seiner Zeichnung diese Tatsachen überhaupt richtig wiedergegeben werden können. Er interpretiert die Figur jedoch falsch; er sieht, daß die Diagonalzellen im Schnitt dunkler und kompakter erscheinen, und glaubt diesen Eindruck dadurch erklären zu können, daß wegen ihrer schrägen Lage der Schnitt schief durch sie hindurchgehe und sie daher einen von den Längsmuskelzellen abweichenden Eindruck machen.

Unterschiede in der Größe der Zellen und des Fibrillensaumes beschreibt für eine nicht näher bestimmte nordamerikanische *Clepsine*-Art A. Graf (1899). Danach sollen in den peripher liegenden Bündeln der Längsmuskulatur sowohl die Zellen kleiner als auch die Fibrillen kürzer sein. Graf gibt dazu die Abbildungen der tab. 15, fig. 122 bis 125. Ähnlich weiß Leuckart (1901, p. 569) zu berichten, daß eben diese Unterschiede existieren: Die tieferen Längsmuskelfasern haben einen Durchmesser von 22 μ, die Rindenbreite beträgt 3 μ. Die peripheren Längsmuskelfasern haben dagegen einen Durchmesser von 16 μ, und ihre Rindenschicht ist 4 μ breit.

Wenn man die Zellen als Zylinder mit kreisförmigem Querschnitt auffaßt, so erhält man aus diesen Angaben die Tabelle 2. Aus ihr folgt, daß die Muskelzellen der peripheren Muskelschicht sich durch einen außerordentlich hohen Gehalt an kontraktiler Substanz auszeichnen.

Tabelle 2.

Clepsine	Querschnitt durch			Quotient	
	Plasma	Rinde	Zelle	$\frac{\text{Plasma}}{\text{Rinde}}$	$\frac{\text{Rinde}}{\text{Zelle}} 100$
	μ^2	μ^2	μ^2		%
periphere Muskeln	110	292	402	0,34	72,6
tiefe Längsmuskeln	402	358	760	1,1	47,1

In der Diagonalmuskelschicht von *Hirudo medicinalis* läßt sich etwas ganz ähnliches beobachten. Zunächst fällt schon bei schwacher Vergrößerung auf, daß die Diagonalmuskulatur in einem schmalen dunklen Streifen rings die Längsmuskulatur umgibt (Fig. 9). Das kann seine Ursache nicht allein darin haben, daß die Zellen im Schnitt schräg getroffen sind, sondern die kontraktile Substanz überwiegt in diesen Zellen und läßt sie dadurch kompakter und stärker gefärbt hervortreten. Die randständigen Fibrillenleisten sind nämlich gerade hier sehr deutlich und ragen weit in die Zelle hinein (Fig. 10). Das zentrale Sarkoplasma ist in manchen extremen Fällen bis auf eine schmale, zuweilen flachgedrückt erscheinende Stelle ganz reduziert und nur dort reichlicher vorhanden, wo der Kern liegt (Fig. 12). Die relativen Verhältnisse von Rinde und Plasma sind wieder tabellarisch zusammengestellt (Tabelle 3). Vergleicht man die Werte der Tabelle 3 mit denen der Tabelle 2, so fällt die vorzügliche Übereinstimmung meiner Be-

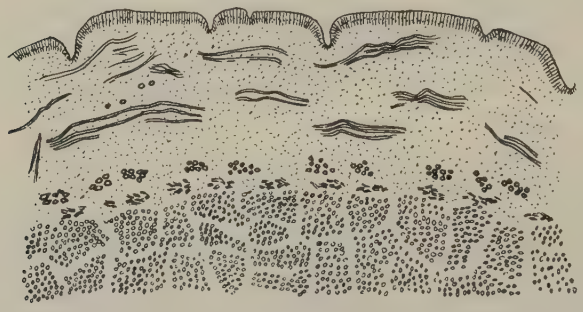

Fig. 9.
Bei Übersichtsvergrößerung tritt die Diagonalmuskulatur stärker hervor. 87 : 1.

Fig. 10. Schnitt durch die Diagonalmuskulatur der plasmaarmen, grünen Form. 2710 : 1.

Tabelle 3.

Tier	Querschnitt durch			Quotient	
	Plasma	Rinde	Zelle	Plasma / Rinde	Rinde / Zelle 100
	μ^2	μ^2	μ^2		%
Grüne Egel (plasmaarm)	38,3	90,7	129,0	0,42	70,3
	31,8	64,5	96,3	0,49	67,0
	28,6	55,1	83,7	0,52	65,8
	52,5	79,7	132,2	0,66	60,3
	76,1	114,4	190,5	0,67	60,2
Braune Egel (plasmareich)	33,2	24,1	57,3	1,40	42,1
	30,0	31,1	61,1	0,96	50,9
	18,1	26,2	44,3	0,69	59,2
	21,0	36,8	57,8	0,57	63,7
	18,1	49,4	67,5	0,37	73,2

obachtungen mit den Angaben von Leuckart auf. Wie zu erwarten, findet sich der Gegensatz in der cytologischen Struktur der Längs- und Diagonalmuskelzellen sowohl bei den grünen (Fig. 10) als auch bei den braunen Egeln (Fig. 11). Die Tabelle 4 gibt an Hand der Durchschnittswerte einen Überblick über den Plasma- bzw. Fibrillengehalt der vier Gruppen von Muskelzellen, die man unterscheiden kann. Zur besseren Übersicht sind in Fig. 13 die vier Typen in derselben Anordnung wie in Tabelle 4 zusammengestellt worden.

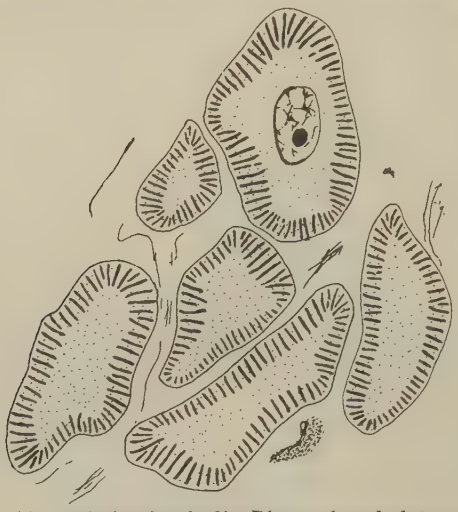

Fig. 11. Schnitt durch die Diagonalmuskulatur der plasmareichen, braunen Form. 2710 : 1.

Fig. 12. Schnitt durch eine Zellgruppe aus der Diagonalmuskulatur der plasmaarmen Form. Kein Schnitt durch Zellenden! 2710 : 1.

Es wäre der Einwand denkbar, daß die größere Länge der Fibrillendurchschnitte ebenfalls durch die schräge Schnittführung bedingt sei. Denn die Schnittfläche eines Zylinders, die nicht senkrecht zur Achse steht, hat die Form einer Ellipse; dabei werden besonders die Strecken, die in der Richtung der großen Achse dieser Ellipse liegen, gestreckt werden, also länger erscheinen. Aber: die Elemente, die in der Richtung der senkrecht dazu stehenden kleinen Achse gelegen sind, müssen ihre Länge beibehalten. Daher würden die Schnitte also bei schräger Schnittführung die Gestalt der

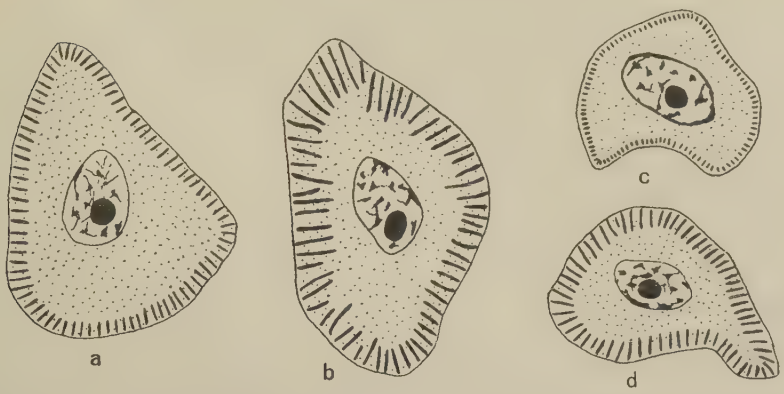

Fig. 13. a und b: grüne Egel; Zellen aus der Längsmuskulatur (a) und Diagonalmuskulatur (b). c und d: braune Egel; Zellen aus der Längsmuskulatur (c) und Diagonalmuskulatur (d). 2710 : 1.

Tabelle 4.

Tier	Längsmuskeln		Diagonalmuskeln	
	$\frac{\text{Plasma}}{\text{Rinde}}$	$\frac{\text{Rinde}}{\text{Zelle}} 100$ %	$\frac{\text{Plasma}}{\text{Rinde}}$	$\frac{\text{Rinde}}{\text{Zelle}} 100$ %
Grüne Egel	1,8	38,3	0,57	64,7
Braune Egel	3,6	21,8	0,80	57,8

Fig. 14 b erhalten: die Rinde müßte an zwei einander gegenüberliegenden Stellen breiter, an den auf der Senkrechten dazu liegenden Stellen schmäler erscheinen. Das ist jedoch nicht der Fall. Die kontraktile Rinde umgibt in der Regel den Sarkoplasmazylinder rings herum in einem gleich breiten Saum. Es liegen also tatsächlich in den untersuchten Bildern senkrechte Schnitte durch die Diagonalmuskulatur vor.

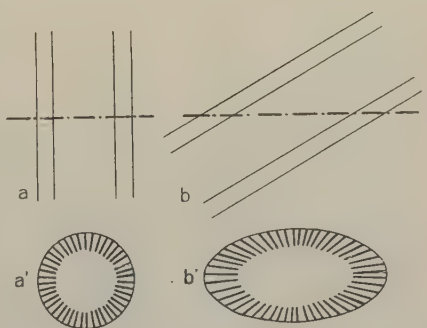

Fig. 14. Schematische Schnitte durch Muskelzellen. *a*, *a'* senkrechte Schnitte; *b*, *b'* schiefe Schnitte. s. Text!

Der Fibrillensaum zeigt im einzelnen bei den Diagonalmuskelzellen gegenüber den Längsmuskelzellen einen Unterschied in cyto-

logischer Hinsicht. Die niedrigeren Fibrillen der Längsmuskelzellen haben fast immer im ganzen Umkreis der Zelle gleiche Höhe. Im Gegensatz dazu sind zwischen die höheren Fibrillen der Diagonalmuskelzellen zuweilen weniger hohe eingeschaltet (Fig. 10, 11, 13). Die Krümmung der Zellwand gestattet es bei der großen Höhe der Fibrillenleisten nicht, daß sie sich alle über die ganze Breite des Saumes erstrecken. Auf diese Weise wird der Unterschied in der Länge des inneren und äußeren Randes der Rinde ausgeglichen.

Zu erwähnen ist, daß sich zuweilen auch zwischen den Längsmuskelzellen eingestreut Zellen finden, die dem Fibrillenreichtum nach zum Typus der Diagonalmuskulatur zu stellen sind. Jedoch sind diese Fälle selten; man entdeckt im besten Fall 5—6 solcher Zellen innerhalb der gesamten Längsmuskulatur.

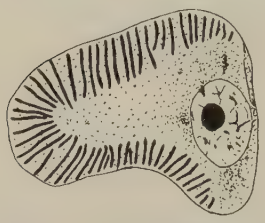

Fig. 15. Schnitt durch eine Zelle vom nematoiden Typus aus der Diagonalmuskulatur von *Hirudo med.* 2710 : 1.

Nebenbei will ich erwähnen, daß in einigen Fällen auch bei *Hirudo medicinalis* innerhalb der Diagonalmuskulatur Zellen vorkommen können, die in der Verteilung des Plasmas und der kontraktilen Substanz Ähnlichkeit mit Nematodenzellen haben (Fig. 15). Die Rinde umgibt im Querschnitt das Plasma in Form eines Hufeisens, nicht in Ringform; der Kern liegt exzentrisch in einer kleinen Ausbuchtung des Plasmas, während er in der Regel zentral gelegen und allseitig von kontraktiler Rinde umgeben ist. Für andere Hirudineen ist das Vorkommen dieses Zelltypus in gewissen Muskeln bereits längere Zeit bekannt (z. B. in den verzweigten Zellen des Verdauungskanales, der Dorsoventralmuskulatur bei *Glossosphonia* und den Längszellen von Rüssel und Rüsselscheide; I. A. Scriban, 1908).

Leider ist es nicht möglich, die Zellen der Diagonalmuskulatur für sich reizphysiologisch zu untersuchen. Man kann also auf direktem Weg über die Funktion keine Feststellungen machen, sondern muß auf vergleichend anatomischem Wege versuchen, die Bedeutung der strukturellen Besonderheiten zu ergründen. Diese Untersuchungen sind bereits in Angriff genommen, aber noch nicht abgeschlossen. Erwähnen will ich nur, daß auch bei einer Reihe anderer Hirudineen ganz ähnliche Strukturverschiedenheiten innerhalb der Muskelzellen aufzufinden sind.

An einwandfreien Tatsachen hat die bisher geschilderte Untersuchung folgendes ergeben:

1. Die Individuen der Art *Hirudo medicinalis* L. lassen sich in zwei Gruppen teilen, die durch ihre Reizschwelle gekennzeichnet sind: die eine Gruppe, A, hat eine Reizschwelle unter 0,3 mA, Gruppe B eine von mehr als 10 mA.

2. Die Tiere der Gruppe A weisen relativ mehr kontraktile Substanz in ihren Muskelzellen auf als die Tiere der Gruppe B.

3. Beide Erscheinungen sind nicht erklärbar durch Hunger, Jahreszeit oder Kontraktionszustand des Egels.

Für die Synthese dieser Beobachtungen ist als wichtiges Moment zu berücksichtigen, daß die Reizung der Muskeln nicht notwendig direkt, sondern über das Nervensystem erfolgt sein kann. Das zentrale Nervensystem hatte zwar keinen Einfluß mehr auf die Muskulatur, da es entfernt worden war, und etwa vorhandene periphere Ganglienzellen wirken auf die Bewegungsmuskulatur sicher in keinem entscheidenden Maße ein. Dagegen ist es nach allen bisher gemachten Erfahrungen unmöglich, bei dieser Art von Muskeln die peripheren motorischen Nervenfasern durch pharmakologische Mittel einwandfrei auszuschalten (Riesser und Simonson, 1925, p. 365/366). Jede Reizung trifft also sowohl Nerven- als auch Muskelelemente. Die Größe der Reizschwelle ist deshalb nicht notwendig ein Kennwert der Muskelzelle, sondern kann auch eine Eigentümlichkeit des motorischen Nerven sein.

Die nächstliegende Deutung der Beziehung zwischen Reizschwelle und cytologischer Struktur ist natürlich, daß der Fibrillenreichtum bzw. der Plasmagehalt dafür verantwortlich zu machen seien.

Man nimmt nun schon seit langem an, daß die Vorgänge der Erregung, Kontraktion und Narkose, um nur die wichtigsten zu nennen, Erscheinungen sind, die sich an Grenzflächen abspielen. So sagen Embden und Lange (1924), daß „eine plötzliche Alteration (dieser Grenzschichten) ein notwendiges Glied in der Kette der zur Kontraktion führenden Vorgänge“ sei. Eine derartige Alteration (z. B. Quellung) wird an einer dünnen Grenzschicht rascher und schneller erfolgen können als an einer dicken. Aus diesen Erwägungen heraus hätte man die leichtere Erregbarkeit gewisser Muskelzellen mit der relativen Zartheit der Grenzmembranen zu erklären. Embden und Lange gehen nun so weit, anzunehmen, daß eben diese Grenzmembranen mit dem die Fibrillen umkleidenden Sarkoplasma identisch seien.

Dieser Schluß stimmt mit dem histologischen Bild der quergestreiften Muskelfasern bei Wirbeltieren überein. Bei ihnen sind die kontraktilen Fibrillen gleichmäßig über das Sarkoplasma verteilt, und jede wird daher in der Tat von einem Plasmamantel umhüllt, der bei plasmareichen Zellen relativ dicker ist als bei plasmaarmen.

Mit den mitgeteilten Befunden bei den Hirudineen läßt sich jedoch die Annahme von Embden und Lange nicht vereinen. Zwar sind auch hier die weniger erregbaren Muskelzellen sarkoplasmareich, wie es die Hypothese von Embden und Lange erfordert, aber diese Sarkoplasmamenge umschließt nicht die Fibrillen und trennt sie nicht von den Orten, an denen die Erregung in die Zellen eintritt. Das Sarkoplasma liegt vielmehr zentral, die Fibrillen stehen am Rande; das Sarkoplasma übt nicht die Funktion einer Grenzschicht um die kontraktilen Elemente aus!

Es bliebe im Hinblick auf die Embden'sche Hypothese nur zu untersuchen, ob nicht etwa die Fibrillen innerhalb der kontraktilen Rinde von verschiedener Plasmamenge umhüllt werden. Das ist aber, soweit sich diese Frage überhaupt durch direkte mikroskopische Beobachtung entscheiden läßt, anscheinend nicht der Fall. Es läßt sich natürlich nicht ausschließen. daß die von Embden und Lange geforderten Unterschiede submikroskopischer Natur sind. Eine solche Annahme fügt sich sehr gut in das allgemeine theoretische Bild von den Vorgängen der Muskelerregung und Kontraktion ein. Jedenfalls reichen die mikroskopisch beobachtbaren Tatsachen auch in anderer Hinsicht nicht aus, eine theoretisch einwandfreie Vorstellung von dem Kontraktions- und Erregungsvorgang zu begründen. Man muß anscheinend die Probleme auf submikroskopische Strukturen verschieben (vgl. dazu Hürthle und Wachholder, 1925).

Es ist aber kaum anzunehmen, daß das von dem Kontraktionsvorgang ergriffene Substrat nur aus diesen submikroskopischen Membranen besteht. Denn erstens ist die ganze Fibrille selbst als der kontraktile Teil notwendig einer Umwandlung unterworfen (s. S. 462). Zweitens hat ohne Zweifel auch die zentrale Plasmamenge eine Beziehung zum Kontraktionsvorgang selbst; liefert sie doch die Energie dafür aus den Reservestoffen, die im Plasma gespeichert werden. Durch die Erregung müssen diese Energiemengen freigemacht werden. Ferner ist festgestellt worden, daß ein Parallelismus besteht zwischen Leistung und Erregbarkeit der quergestreiften Muskelfasern und ihrem Gehalt an einer bestimmten

Phosphorsäurefraktion, der sogenannten Restphosphorsäure. Auch weisen Fasern mit höherer Dauerleistung eine größere Menge Cholesterin auf. Diese Substanzen sind also allem Anschein nach für die Art der Leistung eines Muskels wesentlich und stehen in einer unmittelbaren Beziehung zum Kontraktionsvorgang. Es liegt nahe anzunehmen, daß sie im Plasma gleichmäßig verteilt vorliegen, nicht nur in Grenzschichten konzentriert. Außerdem ist das zentrale Plasma insofern an der Kontraktion beteiligt, als es die unerläßliche Koordination der Fibrillen bewirken muß. Eine ungleichzeitige, selbst um unmeßbar kleine Bruchteile einer Sekunde auseinanderliegende Kontraktion der einzelnen Fibrillen würde zu einem Mißerfolg führen.

Es erscheint nicht unmöglich — wenngleich gerade für die hier untersuchten Muskeln noch in keiner Weise ein positiver Anhaltspunkt dafür gefunden ist —, daß also die Erregung zunächst eine Kontraktionsdisposition, eine Vorbereitung des Plasmas für die Auslösung der Kontraktion hervorruft. Eine solche Disposition würde entsprechend dem Verhältnis Plasma zu kontraktiler Substanz leichter den nötigen Grad der Intensität erreichen, wenn das Plasma einen relativ geringen Teil des Gesamtzellinhaltes ausmacht [1]).

Man hat sich demnach den Kontraktionsvorgang als abhängig von einer Art Wechselwirkung zwischen Plasma und Fibrillen zu denken. Das zunächst vom Reiz beeinflußte und veränderte Element ist aber das Sarkoplasma. Es genügt ferner nicht, daß durch den Reiz nur das perifibrilläre Plasma einer Veränderung unterworfen wird, sondern das ganze Zellplasma ist als betroffen zu denken. Erreicht diese Veränderung eine gewisse Höhe, so findet vom Plasma her eine Einwirkung auf die Fibrillen statt. Eine lokal beschränkte Änderung (Quellung, Potentialverschiebungen) im Plasma (z. B. auch in der Umgebung der Fibrillen) würde wegen des indifferenten Zustandes der Umgebung zu schnell in benachbarte Plasmagebiete abfließen, d. h. auch lokal keinen Erfolg hervorrufen können. Erst wenn die ganze Zelle bis zu einer gewissen Gesamthöhe erregt wird, tritt eine Zuckung auf.

Diese Vermutungen berühren in keiner Weise die Vorstellungen, die man von der Erregung und Kontraktion als einer Grenzflächenerscheinung hat. Der Unterschied ist nur der, daß durch einen direkten oder indirekten Reiz nicht unmittelbar die Grenzschichten,

1) In dieselbe Richtung weisen wohl auch die Vorgänge der Reizsummation, zumal unterschwelliger Reize.

sondern zunächst das Sarkoplasma und von diesem aus die Grenzschichten beeinflußt werden.

Die vorangehenden Erörterungen gelten in gleicher Weise, ob nun direkte oder indirekte Reizung vorliegen mag. Ob die Alteration des Plasmas vom Nerven her oder durch unmittelbare elektrische Beeinflussung ausgelöst wird, ist hier gleichgültig: Denn in jedem Falle könnte der Reiz erst wirksam werden, nachdem er, sei es nun vom Nerven aus oder direkt, das Plasma in der erforderlichen Weise verändert hat.

Es bleibt noch die Frage zu erörtern, woraus das Vorhandensein der Unterschiede bei den untersuchten Blutegeln zu verstehen oder zu erklären sei.

Das vorliegende Material stammte im ganzen aus drei weit voneinander getrennten Fundstellen: 1. aus der Umgebung Berlins; 2. aus einem Kolk bei Bismark (Pommern)[1]; 3. aus einem Kolk bei Tempel bei Meseritz, Reg.-Bez. Frankfurt (Oder). An diesen drei Stellen kommen neben einer überwiegenden Mehrzahl von grünlichen Egeln auch einige braune vor. In dem Material, das ich aus Bonn erhielt, ferner im Golmer Luch und in Königswusterhausen bei Berlin fand ich nur grüne Egel. Ebenso waren unter den Tieren, die ich durch Vermittlung einer Berliner Handlung aus Ungarn bezog, keine braunen. Man kann natürlich auf Grund dieser negativen Befunde nicht behaupten, daß sie dort etwa nicht vorkommen. Es ist möglich, daß man bei Durchsicht eines größeren Materials auch hier braune Egel finden kann.

In der äußeren Erscheinung sind die beiden Formen ohne Zweifel nicht ganz scharf voneinander getrennt. Es ist bei der außerordentlich großen Variabilität von *Hirudo medicinalis* nicht verwunderlich, daß man kaum zwei gleich gefärbte und gezeichnete Tiere findet. Trotzdem ist es mir bisher immer gelungen, an der Färbung zu erkennen, zu welcher Gruppe ein Exemplar gehört. Die braune Färbung ist so ausgeprägt, daß sie sich auch von dunkleren Egeln der grünen Sorte bei direktem Vergleich im Tageslicht (nicht bei elektrischem Licht!) deutlich unterscheidet. Es ist mir jedenfalls nicht geglückt, eine lückenlose Reihe von hellgrünen bis zu den braunen Nuancen aufzustellen. In einem gewissen Bereich fehlen die Zwischenstufen zum Braunen hin. Im physiologischen

1) Das pommersche Material verdanke ich den freundlichen Bemühungen von Herrn Hasenbank-Berlin, dem ich für das wertvolle Material meinen Dank ausspreche.

Verhalten und im histologischen Bild stehen sich die beiden Gruppen ganz scharf getrennt gegenüber und sind durch keinerlei Übergänge miteinander verbunden.

Da sich die beiden Sorten an allen drei Fundstellen nebeneinander vorfanden, ist es unwahrscheinlich, daß Milieu oder Nahrung für die Unterschiede verantwortlich zu machen sind. Daß Hunger und Jahreszeit ebenfalls keine Erklärung dafür bieten, ist oben gezeigt worden. Es bleibt also zu erörtern, ob die Formen als verschiedene Arten oder als physiologische Rassen aufzufassen sind.

Ihrer systematischen Stellung nach gehören beide Sorten einwandfrei zu der Art *Hirudo medicinalis* L. Dagegen decken sich die Unterschiede grün-braun nicht mit der Unterscheidung der Varietäten *H. m.* var. *officinalis* Sav. und *H. m.* var. *medicinalis* Sav. Vielmehr gehören alle von mir untersuchten Exemplare, soweit sie aus Deutschland stammen, zur var. *medicinalis* Sav. Ob sich unter der var. *officinalis* ebenfalls Egel mit den Eigenschaften der braunen finden, kann ich nicht sagen. Moquin-Tandon (1846) unterscheidet 24 Varietäten, und es scheint nicht ausgeschlossen, daß die bei ihm p. 329 genannte Gruppe A mit der Diagnose: Dos olivâtre, plus ou moins gris et plus ou moins foncé; ventre généralement maculé de noir, mit den grünen übereinstimmt. Jedenfalls fand ich unter ihnen die von Moquin-Tandon aufgezählten Varietäten *catenata, signata, serpentina* Moq.-T. Die braunen Egel lassen sich dann in die auf p. 332 genannte Gruppe G einordnen; für sie lautet die Diagnose: Dos brun, plus ou moins foncé; ventre généralement pointillé de noir. Dann hätte man also wahrscheinlich die braunen Egel als *Hirudo medicinalis* var. *obscura* Moq.-T. zu bezeichnen. Allerdings stimmen die Farbtöne der tab. 8, fig. 5, 6, 7 nicht mit der Färbung der braunen Egel überein. Ich nehme aber an, daß es sich dabei um eine mangelhafte Wiedergabe der richtigen Farbtöne handelt. Eine Abbildung, die im Hinblick auf die Färbung recht gut zu den mir vorliegenden Tieren paßt, findet sich nun bei Brandt u. Ratzeburg (1833, tab. 30, fig. 3). Sie wird von den Verfassern als *Sanguisuga obscura* Moq.-T. (1827) bezeichnet, was mit *Hirudo medicinalis* var. *obscura* Moq.-T. (1846) identisch ist. Dieser letzten Varietät steht jedenfalls die von mir untersuchte braune Form am nächsten.

Um weitere Anhaltspunkte für die systematische Bewertung der beiden Sorten zu erhalten, verglich ich sie im Hinblick auf ihre äußere Morphologie, insbesondere die sog. segmental organs, die nach Whitman (1884) und Apáthy (1888) auf dem ersten Ringel eines

jeden Segmentes besonders deutlich ausgeprägt sind, konnte jedoch keine Unterschiede feststellen. Die Zahl der Zähnchen auf den Kiefern ist ebenfalls bei beiden Formen gleich. In einem Fall wiesen sämtliche Kiefer eines braunen Egels die niedrige Zahl von 46 Zähnchen auf. Das war jedoch eine Anomalität, die sich bei anderen nicht wiederfand [1]).

Entscheidend für die systematische Wertung der beobachteten Unterschiede kann nach dem Gesagten nur der Kreuzungsversuch sein. Solange die Ergebnisse der Kreuzung nicht vorliegen, kann man nicht sagen, ob man in den beobachteten Formen selbständige Arten oder physiologische Rassen zu erblicken hat. Wenn die von Moquin-Tandon angeführten Varietäten mit den von mir untersuchten übereinstimmen, so ist es wahrscheinlich, daß man es nur mit Rassen derselben Art zu tun hat: Moquin-Tandon gibt an, daß sämtliche seiner Varietäten gut miteinander kreuzbar seien. Die Kreuzungsversuche stehen auf meinem Arbeitsprogamm.

Literaturverzeichnis.

v. Apáthy, St., 1888, Analyse der äußeren Körperform der Egel, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 8.

—, 1889—1890, Nach welcher Richtung soll die Nervenlehre reformiert werden?, in: Biol. Ztrbl., Vol. 9, p. 527—538.

—, 1893, Über die Muskelfasern von Ascaris, nebst Bemerkungen über die von Lumbricus und Hirudo, in: Ztschr. wiss. Mikrosk., Vol. 10.

Des Arts, L., 1909, Über die Muskulatur der Hirudineen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 44.

Benedetti, E., 1929, La valvola termoionica e le sue applicazioni in elettrobiologia, in: Riv. radiol. e fisica medica, Vol. 1.

Bozler, E., 1927, Über die Tätigkeit der einzelnen glatten Muskelfaser bei der Kontraktion, in: Ztschr. vergl. Physiol., Vol. 6.

Brandt, I. F. u. Ratzeburg, I. T. C., 1833, Medizinische Zoologie, Vol. 2, p. 230 ff., Leipzig.

1) Damit wird die von Moquin-Tandon (p. 89) für *Hirudo* erwähnte Zahl von 46 Zähnchen in jedem Kiefer gerechtfertigt. Im Gegensatz zu der von späteren Autoren vertretenen Ansicht kann Moq.-T. in der Tat *Hirudo med.* vorgelegen haben. Es kann ebenfalls eine Anomalität gewesen sein, die ihrer systematischen Stellung nach zu *medicinalis* und nicht, wie Brandes (1901) vermutet, zu *troctina* Johnson gehört hat.

Ciaccio, 1898, La scoperta dei muscoli rossi e bianchi del coniglio rivendicata a Stefano Lorenzini, in: Rend. Sess. R. Acad. Sc. Istit. Bologna, N. S., Vol. 2, p. 115.

Embden, G. u. Lange, H., 1924, Untersuchungen über den Wechsel der Permeabilität von membranartigen Grenzschichten und seine biologische Bedeutung, in: Klin. Wochenschr., Vol. 3, 1, p. 129—135.

Graf, A., 1899, Hirudineenstudien, in: Nova Acta Acad. Leop. Carol., Vol. 73, p. 351.

Grützner, P., 1904, Die glatten Muskeln, in: Erg. Physiol., Vol. 3.

Hachlov, L., 1910, Die Körperwand von Hirudo medicinalis, in: Zool. Jahrb., Vol. 29, Anat., p. 449—484.

v. Holst, J., 1846, De structura musculorum in genere et annulatorum musculis in specie., Diss., Dorpat.

Hürthle, K. u. Wachholder, K., 1925, Histologische Struktur und optische Eigenschaften der Muskeln, in: Bethe's Hdb. norm. u. pathol. Physiol., Vol. 8, 1, p. 108—123.

Jordan, H. J. u. van der Feen, P., 1929, Methoden und Technik der Nerven- und Muskelphysiologie bei wirbellosen Tieren, in: Abderhalden's Hdb., Abt. IX, Teil 4, H. 3, p. 295—438.

Knoblauch, A., 1908, Die Arbeitsteilung der quergestreiften Muskulatur und die funktionelle Leistung der flinken und trägen Muskelfasern, in: Biol. Ztrbl., Vol. 28, p. 468.

Knoll, Ph., 1891, Über protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur: in: Denkschr. Wiener Acad., math.-naturw. Kl., Vol. 58, p. 666.

Krause, W., 1868, Die Anatomie des Kaninchens, Leipzig.

Kremer, J., 1930, Die histologischen Veränderungen der quergestreiften Muskulatur der Amphibien im Hungerzustande, in: Ztschr. mikr.-anat. Forschung, Vol. 21, p. 183—350.

Lankester, R., 1871, Über das Vorkommen von Hämoglobin in den Muskeln der Mollusken und die Verbreitung desselben in den lebendigen Organismen, in: Pflüger's Arch., Vol. 4.

Leuckart, R. u. Brandes, G., 1886—1901, Die Parasiten des Menschen, Vol. 1, Abt. 2, Leipzig.

Leydig, F., 1849, Zur Anatomie von Piscicola mit theilweiser Vergleichung unserer einheimischen Hirudineen, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 1, p. 107.

Marceau, F., 1906, Recherches sur la structure du coeur chez les mollusces, etc., in: Arch. Anat. Microsc., Vol. 7, p. 495—588, zit. nach Schiefferdecker, P. in Jahresber. Anat. Entwicklungsgesch., Vol. 12, I—II, p. 454.

Marcus, H., 1913, Über die Struktur einer glatten Muskelzelle und ihre Veränderung bei der Kontraktion, in: Anat. Anz., Vol. 44, p. 241—250.

Moquin-Tandon, A., 1846, Monographie de la famille des Hirudinées, Paris, Ed. 2.

Paukul, E., 1904, Die Zuckungformen von Kaninchenmuskeln verschiedener Farbe und Struktur, in: Arch. Anat. Physiol. 1904, Abt. f. Physiol., p. 100—120.

Pütter, A., 1908, Der Stoffwechsel des Blutegels, Teil 2, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 7, p. 16—41.

Ranvier, 1873, Propriétés et structures différentes des muscles rouges et des muscles blancs chez les lapins et chez les raies, in: CR. Acad. Franc., Vol. 77, No. 18.

—, 1874, De quelques faites relatives à l'histologie et à la physiologie des muscles striés, in: Arch. Physiol. norm. et pathol., Vol. 6, p. 1.

Rhode, E., 1885, Die Muskulatur der Chaetopoden, in: Zool. Beiträge, Vol. 1, p. 164—205.

Riesser, O. u. Simonson, E., 1925, Allgemeine Pharmakologie der Muskeln, in: Bethe's Hdb. norm. u. pathol. Physiol., Vol. 8, p. 1.

Roesner, A., 1900, Über die Erregbarkeit verschiedenartiger quergestreifter Muskeln, Pflüger's Arch., Vol. 81, p. 105.

Rollet, 1875, Über die verschiedene Erregbarkeit functionell verschiedener Nervenmuskelpräparate, in: SB. Acad. Wiss. Wien, Abth. 3, Vol. 72.

Schneider, K. C., 1902, Lehrbuch der vergleichenden Histologie, Jena.

Schwalbe, G., 1869, Über den feineren Bau der Muskelfasern der wirbellosen Tiere, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 5.

Scriban, I. A., 1904, Notes histologiques sur les Hirudinées, in: Arch. Zool. expér., Ser. IV, Vol. 7, p. 397—421.

Wackwitz, J., 1892, Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur speziell der Heteropoden und Pteropoden, in: Zool. Beitr., Vol. 3, p. 129—160.

Wagner, G. R., 1863, Über die Muskelfasern der Evertebraten, in: Arch. Reichert u. du Bois-Reymond, 1863.

Weismann, A., 1862, Über die zwei Typen kontraktilen Gewebes, in: Ztschr. rationelle Medicin, 3. Reihe, Vol. 15, p. 86.

Whitman, C. O., 1884, The external morphology of the leech, in: Proc. americ. arts and sc., Vol. 20, p. 76—87.

Lippert & Co. G.m.b.H., Naumburg (Saale)
Printed in Germany.

Lebenslauf.

Am 6. Februar 1907 wurde ich, Hansjochem Autrum, Sohn des Oberpostrats Otto Autrum und seiner Frau Olga, geb. Goerges, in Bromberg geboren. Ich trat Ostern 1916 in die Sexta des staatlichen Kaiserin-Augusta-Gymnasiums zu Berlin ein, das ich 1925 mit dem Reifezeugnis verließ. Im Sommersemester 1925 wurde ich bei der philosophischen Fakultät der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin immatrikuliert. Ich studierte Zoologie, Botanik, Chemie und Mathematik. Meine Lehrer waren die Herren Professoren Deegener, Diels, Fick, Hahn, Hartmann, Herter, Hesse, Kniep, H. Maier, Mangold, Marcus, Metzner, Nernst, Rona, Schlenck, Wehnelt, Weissenberg, Zimmer. Diesen meinen verehrten Lehrern sage ich meinen besten Dank; insbesondere danke ich Herrn Professor Dr. Hesse für die Förderung, die er mir und meiner Arbeit zuteil werden ließ.